Über die Verteilung der phototropischen Sensibilität in Gramineenkeimlingen und deren Empfindlichkeit für Kontaktreize

von

Alfred Wilschke.

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Universität in Wien, Nr. 56 der II. Folge.

(Mit 1 Tafel und 3 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 2. Mai 1913.)

I. Teil.

Über die Verteilung der phototropischen Sensibilität in Gramineenkeimlingen.

I. Historisches und Plan der Arbeit.

Schon Ch. Darwin (4, p. 405 ff.) führte den einwandfreien Nachweis, daß die Belichtung der Spitze eines Gramineenkeimlings für die nachfolgende Reaktion in dessen Basis von großem Einfluß ist und daß die phototropische Erregung fortgeleitet werden kann. Auch glaubte er, aus seinen Versuchen schließen zu können, »daß das Fehlen irgendwelcher Krümmung in dem basalen Teil oder das Auftreten eines nur unbedeutenden Grades von Krümmung desselben eine Folge des Ausschlusses des Lichtes im oberen Teile sei«. Die Methodik bestand im Verdunkeln der einzelnen Teile des Kotyledo (Koleoptile) mit Stanniolkäppchen, geschwärzten Glasröhrchen und Goldschlägerhäutchen. Anschließend an Darwin's Untersuchungen hat W. Rothert (22) die Verteilung der phototropischen Empfindlichkeit in einem Kapitel seiner eingehenden Arbeit kritisch

behandelt. Neben einer Analyse des Krümmungsverlaufes und der Verteilung des Wachstums (22, p. 28 bis 34) lieferte dieser Forscher noch für viele andere, als die von Darwin zur Untersuchung herangezogenen Objekte den Nachweis einer phototropischen Reaktion in nicht direkt gereizten Regionen. Während Darwin angenommen hatte, daß bei den von ihm untersuchten Keimlingen die Spitze des Keimlings allein den Lichtreiz perzipieren könne, der übrige Teil nicht perzeptions-, nur reaktionsfähig sei, wies Rothert eine nur dem Grade nach verschiedene Aufnahmefähigkeit der einzelnen Teile des Kotyledo nach. Rothert's Untersuchungsmethodik ähnelte der Darwin's, doch gebrauchte er außerdem noch eigenartig geformte Papierschürzen (22, p. 17, 18). Er experimentierte außer mit den von Darwin benutzten Keimlingen noch mit Keimlingen von *Avena sativa*, einer Reihe von Paniceen und dikotylen Pflanzen. Bei seinen Versuchen nun fand er eine bedeutend größere Perzeptionsfähigkeit einer 3 *mm* langen Spitzenregion und außerdem bei gewissen Paniceen (*Panicum miliaceum, Setaria viridis*) nur die Koleoptile perzeptions-, das Hypokotyl nur reaktionsfähig. Rothert bestätigte also die von Darwin gefundenen Tatsachen, widersprach jedoch der Annahme, daß nur die Spitze perzeptionsfähig sei. Er schloß aus seinen Versuchen, »daß alle wachsenden Zonen des Kotyledo heliotropisch empfindlich seien und daß die heliotropische Empfindlichkeit nicht in basipetaler Richtung abnehme, sondern im ganzen Kotyledo gleich groß sei, mit Ausnahme einer kurzen Spitzenregion, die bedeutend stärkere, heliotropische Empfindlichkeit besitze« (22, p. 47 bis 49).

Diese Ergebnisse sind bis heute als einwandfrei und allgemein gültig betrachtet worden, weitere Untersuchungen über die Verteilung der phototropischen Sensibilität und genauere zahlenmäßige Angaben darüber fehlen und vor allem wurde eine Kontrolle der Methode bisher nicht durchgeführt. Es war nun mit Rücksicht auf neuere Untersuchungen und vor allem auf die, wie gleich gezeigt werden soll, tatsächlich nicht einwandfreie Methodik erwünscht, die gefundenen Resultate zu überprüfen, die Sensibilität der einzelnen Zonen des Keimlings genau festzustellen und zahlenmäßig auszudrücken.

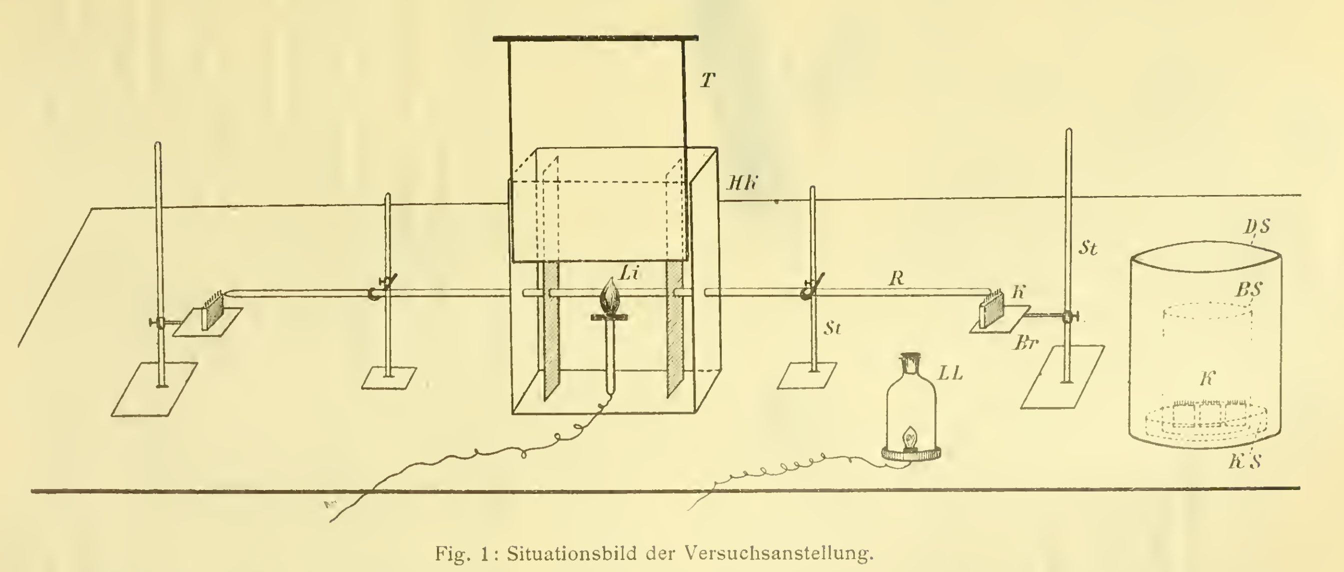


Fig. 1: Situationsbild der Versuchsanstellung.

T = Tür, HK = Holzkasten, Li = Lichtquelle, St = Stativ, R = Messingrohr, K = Küvette, Sp = Spalt, Ke = Keimling, E = Erdaufwölbung, LL = Lithionkarminlampe, Br = Brettchen, DS = Dunkelsturz aus Pappe, BS = Blechsturz, KS = Keimschale.

II. Eigene Untersuchungen.

1. Methodik.

a) Beleuchtungsapparat.[1]

Die neue Methodik bestand in der Anwendung eines neuen Beleuchtungsapparates, für dessen ersten Entwurf und für die Anfertigung der Zeichnungen ich Herrn Assistenten J. Gicklhorn zu großem Danke verpflichtet bin. Für die Unterstützung bei Ausarbeitung meiner Methode habe ich auch noch Herrn Dr. V. Vouk an dieser Stelle herzlichst zu danken.

Van der Wolk (30, p. 328) hat bekanntlich den Nachweis erbracht, daß Berührung oder Reibung von *Avena sativa*-Keimlingen Krümmungen nach der berührten oder geriebenen Seite

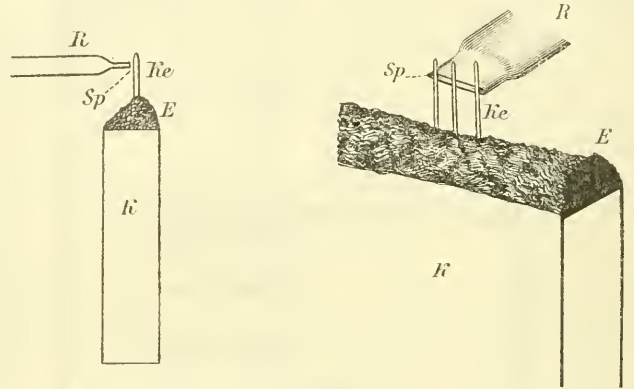


Fig. 2. Ansicht der Beleuchtungsröhre von der Seite.

Fig. 3. Ansicht der Beleuchtungsröhre von vorne.

Bezüglich der Abkürzungen siehe Fig. 1.

auslöst. Damit sind schon die Nachteile der »Käppchen- und Schürzenmethode« dargelegt. Um so seltsamer mutet es an, daß van der Wolk trotzdem nicht die letzten Konsequenzen aus seinen Befunden zog und die eben bemängelte Methode wieder verwendet hat. Auch Guttenberg (12, p. 333) hat sich von dieser Methodik nicht emanzipiert. Es ergab sich im Hinblick auf van der Wolk's Befunde zunächst also die Notwendigkeit, bestimmte Zonen eines Keimlings scharf zu belichten, ohne ihn zu berühren, und die nicht belichteten Teile trotzdem in vollständiger Dunkelheit zu lassen. Ich erreichte dies dadurch, daß ich eine elektrische Glühlampe in einen absolut licht-

[1] Siehe Fig. 1.

dichten, 50 : 40 : 40 *cm* großen Holzkasten einführte. An zwei gegenüberliegenden Seiten in der Mitte des Kastens war je eine 100 *cm* lange Messingröhre von 15 *mm* Durchmesser eingesetzt, deren nach außen gekehrtes freies Ende plattgedrückt war, so daß das Licht durch einen Spalt von 2 *mm* Breite und 21 *mm* Länge austreten konnte. Außerdem waren die Rohre im Innern mit Lampenruß geschwärzt, um Reflexe zu vermeiden; durch den mattschwarzen Anstrich der Wände der Dunkelkammer und aller ihrer Einrichtungsgegenstände wurden gleichfalls Reflexe unschädlich gemacht. Mit Klammern eines Eisenstativs wurden die Rohre in genau horizontaler Lage festgehalten und die für den Versuch geeigneten, auf einem eingeklemmten Brettchen stehenden Keimlinge in die Höhe des Spaltes gebracht. Durch Verschieben des Stativs, Heben oder Senken des Armes ist man leicht in der Lage, die Keimlinge in den verschiedenen Zonen scharf zu belichten. Dadurch ist also eine engbegrenzte Belichtung ermöglicht, ohne die Keimlinge irgendwie zu berühren.[1]

Diese Methode hat nur den einen Nachteil, daß bloß wenige Keimlinge gleichzeitig belichtet werden können, was natürlich eine Anstellung zahlreicher Experimente erfordert. Dieser Nachteil kommt aber gegenüber dem enormen Vorteil der Ausschaltung von Berührungen kaum in Betracht.

Nachdem so die größte Schwierigkeit überwunden war, fragte es sich noch, ob man vielleicht imstande wäre, die Unterschiede der Lichtperzeptionsfähigkeit auch zahlenmäßig auszudrücken. Nun sind wir durch die wertvollen Untersuchungen von Fröschl (9, 10) und Blaauw (2), welche in prinzipieller Hinsicht an die von Wiesner (27, 29) ausgeführten Versuche über die photomechanische Induktion und an die von Figdor (5) vorgenommenen Bestimmungen der heliotropischen Empfindlichkeit anschließen, in die Lage versetzt, mit Hilfe des »Lichtmengengesetzes« mathematisch scharf umschriebene Ausdrücke für die phototropische Sensibilität eines Keimlings zu gewinnen. Meine Aufgabe war also, für jeden Abschnitt des Keimlings die Lichtmengen zu bestimmen, welche eine eben merkbare phototropische Krümmung auslösten.

[1] Siehe Fig. 2 und 3.

Stellten sich nun bei dieser Bestimmung Differenzen in den verschiedenen Zonen des Keimlings, und zwar zugunsten der Spitzenregion heraus, so war damit zweierlei bewiesen:

1. die Perzeptionsfähigkeit der einzelnen Zonen und

2. daß die Spitze sensibler gegen Licht ist als die übrigen Zonen des Keimlings.

Meine späteren Ausführungen werden zeigen, daß beides in der Mehrzahl der Fälle zutrifft.

b) Versuchsanstellung.

α) Samenaufzucht. Da bei phototropischen Untersuchungen stets eine größere Anzahl von Keimlingen benötigt wird, um trotz der individuellen Abweichungen brauchbare Durchschnittswerte zu erhalten, ist es vor allem notwendig, mit möglichst gleichartigem Material zu experimentieren. Bei den vorliegenden Untersuchungen wurde nun nach Möglichkeit dieser Forderung Rechnung getragen und zum Großteile mit Samen gearbeitet, die von gleicher Ernte und gleichem Felde waren. Die Samen wurden in mit schwarzem Filterpapier ausgekleidete Keimschalen gelegt und unterm Dunkelsturz im Warmhaus auskeimen gelassen, was 2 bis 4 Tage in Anspruch nahm. Dann wurden die gekeimten Samen von annähernd gleicher Größe so ausgewählt, daß die erste Wurzel bei allen gleich lang war. Die Keimlinge wurden nun in Glasküvetten, die mit feiner, gleichmäßig befeuchteter Gartenerde beschickt waren, so pikiert, daß je nach der Größe der verwendeten Samen 10 bis 18 Keimlinge in einer Reihe zu stehen kamen. Außerdem wurde die Erde auf der einen Breitseite der Küvette, wo die Keimlinge standen, erhöht, so daß diese leicht von beiden Seiten mit dem oben beschriebenen Apparat beleuchtet werden konnten und Reflexe der Glaswand vermieden waren. Dann wurden die Küvetten zu je 4 in Keimschalen gestellt und unter Wasserabschluß unter einem Dunkelsturz in die Dunkelkammer gebracht, wo sie bis zu ihrer Verwendung blieben. Die Beschickung der Küvetten mit den Samen und das Bedecken mit dem Dunkelsturz geschah im Experimentierraum des Gewächshauses, wo eine Schädigung durch den Einfluß der Laboratoriumsluft nicht zu fürchten war. Beim Einsetzen war noch

Rücksicht zu nehmen auf die Nutationskrümmungen, wie sie bei *Avena sativa*, *Phalaris canariensis, Lolium perenne* und *Phleum pratense* auftreten. Alle Keimlinge wurden deshalb immer so pikiert, daß die Ebene des Lichteinfalles normal zur Ebene der Nutation stand. Die Länge der verwendeten Keimlinge betrug durchschnittlich 0·5 bis 2·5 *cm.*

β) Kontrolle und Temperaturverhältnisse; Lichtquelle. Die Keimlinge wurden in der Zahl von 1 bis 4 (natürlich waren die Keimlinge eines Versuches untereinander annähernd gleich lang) vor den oben beschriebenen Spalt gestellt und in einer Länge von 2 *mm* der verschiedenen Zonen belichtet. Nach der Belichtungszeit wurden sie wieder im feuchten Raume ins Dunkle gestellt und jede halbe bis ganze Stunde kontrolliert. Da nun aus den Versuchen von Oltmanns (15) und später aus denen von Pringsheim (17, 18), Fröschl (9, 10) und Blaauw (2) hervorgeht, daß der Einfluß der Vorbelichtung auf die heliotropische Stimmung sehr groß ist und daß durch Vorbelichtung die Präsentationszeit verlängert wird, war es notwendig, nur unbelichtete Keimlinge zu gebrauchen. Um nun auch eine einwandfreie Kontrolle zu üben, wurden alle Vorbereitungen im roten Lichte einer 32prozentigen Lithionkarminlampe vorgenommen, wie sie V. Vouk (26, p. 526) und O. Richter (21) bei ihren phototropischen Versuchen verwendeten. Blaauw (2, p. 20) konnte nämlich nachweisen, daß Keimlinge gegen rote Strahlen am wenigsten sensibel sind. Es wurde deshalb zunächst jede Art von Keimlingen auf ihr Verhalten gegenüber dem Licht dieser Lampe geprüft, wobei festgestellt werden konnte, daß auch bei 5 bis 8stündiger konstanter Beleuchtung mit 19·5 N. K. aus einer Entfernung von 12 bis 50 *cm* keine phototropischen Krümmungen eintraten.

Zur Messung der kürzeren Belichtungszeiten wurde eine Stoppuhr verwendet. Als Lichtquellen kamen elektrische Glühlampen mit mattem Glase in Verwendung, deren Normalkerzenstärke ich mit dem Weber'schen Photometer bestimmte. Bei *Avena sativa* mußte ich, um die Versuchsanstellung nicht zu sehr zu komplizieren, eine matte Glasscheibe, deren Absorptionskoeffizient bestimmt worden war, vor die Lichtquelle schalten. Die so bestimmten Lichtstärken betrugen 2·5, 4·5, 8·2 und

19·5 N. K. Die Entfernung von der Lichtquelle betrug bei allen Versuchen 100 *cm*. Herrn H. Baar, der mich bei Bestimmung der Lichtstärken unterstützte, danke ich an dieser Stelle herzlichst.

Zur Kontrolle wurden in jeder Küvette neben den Versuchs- noch 3 bis 4 Kontrollkeimlinge gelassen, die, oft stundenlang neben den belichteten Versuchspflanzen stehend, bei allen später zu beschreibenden Versuchen nie eine phototropische Beeinflussung zeigten, was sehr für die Güte der Methode spricht. Bezüglich der Reaktion bemerke ich, daß ich im allgemeinen als deutliche Krümmung jene betrachtete, welche mit der Normalen schätzungsweise einen Winkel von 40 bis 60° bildete. Da bei Belichtung der Wachstumsregion oder Koleoptilbasis im allgemeinen der Winkel einer nachfolgenden Krümmung nie so groß war, bezeichnete ich diese als eben wahrnehmbar. Mir war übrigens weniger die Stärke der Reaktion als vielmehr die Lichtquantität, welche eine eben merkbare Krümmung hervorrief, als Maß für die Sensibilität maßgebend.

Die Temperatur betrug bei den vorliegenden Untersuchungen anfangs 17 bis 19° C., in späterer Zeit schwankte sie zwischen 21 bis 25° C. Sie wurde im Hinblick auf Rutger's (23, p. 156, 157) Experimente bei jedem Versuche genau registriert, der, wie bekannt, für den Geotropismus zeigte, daß sich bei Erhöhung oder Erniedrigung der Temperatur die Präsentationszeit um ein bedeutendes verändert. Leider konnte bei meiner Versuchsanstellung auf die zuerst von Molisch (14, p. 6) und später von Richter (19, 21) gefundene Tatsache des Einflusses der Laboratoriumsluft auf den Heliotropismus und Geotropismus nicht Rücksicht genommen werden; da nämlich die Keimlinge bei der Belichtung der einzelnen Zonen hart an die Rohre angestellt werden mußten, ging es nicht an, sie mit Glasglocken zu bedecken, um sie so in reiner Luft zu halten. Dieser Umstand ist um so mehr zu bedauern, als Richter (20, 21) entgegen Guttenberg (11) den Nachweis erbrachte, daß Narkotika die Lichtempfindlichkeit der Pflanzen zu steigern vermögen. Es ist daher nicht unmöglich, daß bei meinen Versuchen in Laboratoriumsluft sich vielleicht eine kleine Schwankung in der Lichtsensibilität der einzelnen Zonen, also

gewisse quantitative Unterschiede einstellen könnten. In qualitativer Hinsicht dürften wohl kaum Abweichungen von meinen Ergebnissen bei Berücksichtigung der Laboratoriumsluft zu erwarten sein, da ja die Versuchs- und Kontrollkeimlinge unter sonst gleichen Versuchsbedingungen, nämlich in Laboratoriumsluft, gehalten wurden.

Die Lichtmenge wurde in Meterkerzensekunden (M. K. S.) ausgedrückt.

2. Experimenteller Teil.

A. Verteilung der phototropischen Sensibilität in Keimlingen von *Avena sativa.*

a) Bau, Wachstum und Eigenschaften der Keimlinge. Was den anatomischen Bau, dann die Wachstumsverhältnisse und Eigenschaften der Koleoptilen von *Avena sativa* anlangt, so stimmen meine Beobachtugen mit denen Rothert's (22, p. 25 ff.) überein, weshalb diesbezüglich auf seine Abhandlung verwiesen sein mag.[1] In Ergänzung zu Rothert konnte ich bei der Mehrzahl der Keimlinge eine deutliche Entwicklung des Hypokotyls wahrnehmen, das Rothert bei seinen Untersuchungen nicht berücksichtigt hatte und worüber noch keine Beobachtungen bezüglich seiner phototropischen Sensibilität vorliegen. Das Wachstum des Hypokotyls beschränkt sich auf eine 3 bis 5 *mm* lange Zone knapp unter der Koleoptilbasis und findet nicht, wie van Tieghem (24, p. 264) behauptet, an der Basis des Hypokotyls statt. Das gleiche Verhalten zeigten hinsichtlich des Hypokotylwachstums *Phalaris, Panicum miliaceum, Lolium perenne* und *Phleum pratense.* Der Beweis für diese Tatsachen wurde mittels Markierung der Keimlinge mit Tuschepünktchen erbracht, und zwar wurden 2 *mm* lange Zonen aufgetragen und der Zuwachs nach 24 Stunden gemessen.

Betreffs der in den Tabellen I bis XVI vorkommenden Abkürzungen gilt folgende Erklärung:

V. K. = Versuchskeimlige;
K. K. = Kontrollkeimlinge;

[1] Das gleiche gilt bezüglich der Angaben Rothert's über die Koleoptile von *Phalaris canariensis* und über *Panicum miliaceum*-Keimlinge.

Hy. = Hypokotyl;
Temp. = Temperatur;
Expos. = Expositionsdauer;
Kr. = Krümmung;
1, 2 Kr. = 1, 2 Keimlinge zeigten Krümmung;
k. Kr. = keine Krümmung;
? Kr. = fragliche Krümmung;
d. Kr. = deutliche Krümmung;
^{h} = Stundenanzahl;
^{m} = Minutenanzahl;
^{s} = Sekundenanzahl;
Beobz. = Beobachtungszeit;
E. v. S. = Entfernung der belichteten Zone von der Spitze

I. Versuche über die phototropische Sensibilität einer 2 *mm* langen Spitzenregion.

Tabelle I.

Lichtstärke: 2·5 N. K., Beobachtungszeit: 4 Stunden.

Zahl der V. K.	Länge der V. K. in *cm*	Temperatur in °C.	Expositionsdauer	Erstes Auftreten einer Kr. nach Stunden	Reaktion	Gesamtergebnis in Prozenten		
						k. Kr.	? Kr.	d. Kr.
3	1·4	19	1^{s}	—	2 k. Kr.	100	—	—
2	1	19	2^{s}	—	2 k. Kr.	94	6	—
2	1·4	18	3^{s}	$1^{h}\ 25^{m}$	1 ? Kr. 1 k. Kr.	80	10	10
3	0·9	18	4^{s}	$1^{h}\ 30^{m}$	1 d. Kr. 1 ? Kr. 1 k. Kr.	60	10	30
2	1·3	18	5^{s}	$1^{h}\ 30^{m}$	2 d. Kr.	30	10	60
2	**1·8**	**18**	**10^{s}**	**$1^{h}\ 20^{m}$**	**2** d. Kr.	**5**	**15**	**80** [1]
3	1·4	18	15^{s}	$1^{h}\ 20^{m}$	3 d. Kr.	5	15	80

[1] Vgl. Taf. I, Fig. 7 und 10.

Diskussion: Aus dieser Tabelle ersieht man, daß zur phototropischen Perzeption einer 2 *mm* langen Spitzenregion von *Avena sativa* eine Lichtquantität von 25 M. K. S. notwendig ist, um eine deutliche Krümmung des Keimlings zu geben. Denselben Wert erhielten Fröschl (9, 10), Blaauw (2, p. 20, 21) und Arisz (1, p. 1026), die jedoch bei ihren Versuchen den ganzen Keimling belichteten. Daraus könnte man schon schließen, daß diese 2 *mm* breite Spitzenregion als Hauptperzeptionsorgan fungieren dürfte. Es traten auch schon in 60 % aller Fälle bei einer Lichtmenge von **12·5 M. K. S.** deutliche Krümmungen auf. Dieser Wert schien mir bemerkenswert mit Rücksicht auf die Angabe von van der Wolk (30, p. 338, 339), der diesen Wert erst erreichte, wenn er die Basis von derselben Seite mit einer Lichtmenge bis zu 50.000 M. K. S. vorbelichtete. Ohne Belichtung der Basis betrug die von ihm gefundene Lichtmenge 85 M. K. S. Worauf dieser Umstand zurückzuführen ist, vermag ich nicht zu sagen; bei meinen Versuchen war jedenfalls eine Vorbelichtung der Basis ausgeschlossen.

II. Versuche über die phototropische Sensibilität einer 2 *mm* langen Zone der Region des stärksten Wachstums.

Tabelle II.

Lichtstärke: 4·5 N. K., E. v. S. = zirka 5 bis 7 *mm*,
Beobachtungszeit: 5 bis 6 Stunden.

Zahl der V. K.	Länge der V. K. in *cm*	Wachstumszunahme in *mm*	Temperatur in ° C.	Expositionsdauer	Erstes Auftreten einer Kr. nach Stunden	Reaktion	Gesamtergebnis in Prozenten		
							k. Kr.	? Kr.	d. Kr.
2	1·9	+2	20	1ˢ	—	2 k. Kr.	100	—	—
3	1·6	+1·5	20	5ˢ	—	3 k. Kr.	100	—	—

Zahl der V. K.	Länge der V. K. in *cm*	Wachstumszunahme in *mm*	Temperatur in ° C.	Expositionsdauer	Erstes Auftreten einer Kr. nach Stunden	Reaktion	Gesamtergebnis in Prozenten		
							k. Kr.	? Kr.	d. Kr.
1	1·4	+2	20	15^s	—	1 k. Kr.	100	—	—
2	2·3	+2·5	19	5^m	—	2 k. Kr.	100	—	—
2	2	+3	21	15^m	—	2 k. Kr.	100	—	—
2	1·4	+2	20	30^m	$3^h\ 20^m$	1 ? Kr. 1 k. Kr.	85	15	—
3	1	+1·5	20	45^m	$2^h\ 50^m$	1 ? Kr. 1 k. Kr.	70	20	10
2	1·4	+2	20	60^m	$3^h\ 15^m$	2 d. Kr. 1 ? Kr.	60	20	20
2	1·5	+2	22	$1^h\ 15^m$	$3^h\ 20^m$	2 d. Kr.	30	10	60
2	**1·6**	**+2·1**	**22**	**$1^h\ 30^m$**	**$3^h\ 20^m$**	2 d. Kr.	**10**	**20**	**70**[1]
2	1·4	+2	22	$1^h\ 45^m$	$3^h\ 20^m$	2 d. Kr.	10	20	70

Diskussion: Aus diesen Versuchen, die in größerer Anzahl mit gleichem Erfolg wiederholt wurden, geht hervor, daß zur phototropischen Induktion einer 2 *mm* langen Zone der Wachstumsregion von *Avena sativa* eine Lichtmenge von zirka **20.250** bis **24.300 M. K. S.** notwendig ist, um eine eben merkbare Krümmung der wachsenden Region zu

[1] Vgl. Taf. I, Fig. 1 und 13.

veranlassen. Natürlich ist entsprechend der im Vergleich zur Spitzenregion äußerst geringen Sensibilität die Reaktion nie so deutlich und scharf wie bei Belichtung der Spitze. Bemerkenswert ist, daß die Präsentationszeit, ähnlich wie sie Vouk (26, p. 534) für den negativen Phototropismus bei Wurzeln fand, fast so lang ist wie die Reaktionszeit, wenn man als Reaktionszeit die Zeit vom Ende der Exposition bis zum Eintritte einer merkbaren Krümmung betrachtet. Trat bei Keimlingen, denen eine Lichtmenge von 24.300 M. K. S. geboten wurde, keine Krümmung ein, so konnte auch nie ein Wachstum konstatiert werden, ein deutlicher Beweis dafür, daß der Phototropismus als Reizkrümmung eine Wachstumserscheinung ist.

III. Versuche über die phototropische Sensibilität einer 2 *mm* langen Zone der Koleoptilbasis.

Tabelle III.

Lichtstärke: 4·5 N. K., Beobachtungszeit: 7 Stunden.

Zahl der V. K.	Länge der V. K. in *cm*	Temperatur in °C.	Expositionsdauer	Erstes Auftreten einer Kr. nach Stunden	Reaktion	Gesamtergebnis in Prozenten		
						k. Kr.	? Kr.	d. Kr.
2	1·1, 1·7	23	5^m	—	2 k. Kr.	100	—	—
1	1·5	20	15^m	—	1 k. Kr.	100	—	—
2	1·7	20	30^m	—	2 k. Kr.	100	—	—
2	2·2	22	45^m	$3^h\ 15^m$	2 ? Kr.	80	20	—
2	1·6	24	60^m	$3^h\ 20^m$	1 d. Kr. 1 k. Kr.	50	30	20

Zahl der V. K.	Länge der V. K. in *cm*	Temperatur in ° C.	Expositionsdauer	Erstes Auftreten einer Kr. nach Stunden	Reaktion	Gesamtergebnis in Prozenten		
						k. Kr.	? Kr.	d. Kr.
2	1·5	22	1^h 15^m	3^h	1 d. Kr. 1 ? Kr.	30	20	50
2	**1·3**	**20**	**1^h 30^m**	**3^h 20^m**	**2** d. Kr.	**30**	**10**	**60** [1]
2	1·2	21	1^h 45^m	3^h	2 d. Kr.	30	10	60
2	1·6	20	2^h	3^h 20^m	2 d. Kr.	30	10	60
2	1·5, 1·4	21—20	3^h	3^h	1 d. Kr. 1 ? Kr.	25	15	60

Diskussion: Aus dieser Tabelle folgt, daß die Lichtmenge, die zur Erreichung der positiven Reizschwelle bei Belichtung einer 2 *mm* langen Zone der Koleoptilbasis notwendig ist, zirka **20.250** bis **24.300 M. K. S.** beträgt, mithin die Sensibilität einer Basiszone nicht geringer ist als die einer Zone der wachsenden Region. Es nimmt also die phototropische Sensibilität nicht wie beim Geotropismus basipetal ab, sondern ist mit Ausnahme der Spitzenregion anscheinend gleichmäßig verteilt. Rothert (22, p. 47) erhielt annähernd das gleiche Resultat, während Tröndle (26, p. 263) für den Geotropismus eine mit der Entfernung von der Spitze abnehmende Sensibilität nachwies. Auch hier ist in der Mehrzahl der Fälle die Krümmung nie sehr deutlich, mehr eine leichte Neigung zu nennen; in wenigen Fällen krümmte sich die Basis nicht selbst, sondern infolge Reiztransmission der darunter gelegene Teil des Hypokotyls, doch war diese Krümmung stets sehr schwach.

[1] Vgl. Taf. I, Fig. 2 *b*.

IV. Versuche über die phototropische Sensibilität einer 2 *mm* langen Zone der wachsenden Region des Hypokotyls.

Tabelle IV.

Lichtstärke: 19·5 N. K., Beobachtungszeit: 9 Stunden.

Zahl der V. K.	Länge der V. K. in *cm*	Wachstumszunahme der V. K. im Hy. in *mm*	Länge der K. K. in *cm*	Wachstumszunahme der K. K. im Hy. in *mm*	Temperatur in °C.	Expositionsdauer	Erstes Auftreten einer Kr. nach Stunden	Reaktion
2	1·5 (3)	+2	1·5, 1·7 (5)[2]	+2	22	5m	—	k. Kr.
2	1·7 (4)	+2	1·6, 1·8 (4)	+2	22	60m	—	k. Kr.
2	1·7, 2·1 (6)	+1·5	1·8, 1·9 (5)	+2	22	2h	—	k. Kr.
3	1·3 (3)	+1	1·3, 1·1 (3)	+2·5	23	4h	—	k. Kr.[1]
2	2·2, 2·1 (6)	+1	2·3, 2·1 (6)	+2	20	6h	—	k. Kr.
3	**2·1 (6)**	**+4**	**2·2, 2·1 (6)**	**+2·5**	**24—21**	**7h**	**5h 30m**	**3 d. Kr.**
2	2 (7)	+1·5	2·1, 1·9 (5)	+3	23—19	8h	—	k. Kr.
3	2·1, 2·3, 2·1 (5)	+1	2·3, 2·4, 2 (5)	+3·5	20—18	14h	—	k. Kr.

Diskussion. Diese Versuche zeigen eine verschwindend geringe phototropische Sensibilität des Hypokotyls, indem Lichtmengen bis zu **944.800 M. K. S.** in den meisten Fällen keine phototropischen Krümmungen verursachten; dagegen ist

[1] Vgl. Taf. I, Fig. 2 (*a* und *c*).

[2] Die Zahlen in Klammern bedeuten die Länge des Hypokotyls in *mm*.

das Hypokotyl sehr stark lichtempfindlich, indem schon durch Lichtquantitäten von **140.400 M. K. S.** das Wachstum desselben deutlich gehemmt erscheint, wie man aus dem Zuwachs des Hypokotyls der Kontrollkeimlinge ersieht, die unter sonst gleichen Bedingungen deutliches Wachstum des Hypokotyls zeigten. Schon Wiesner (28, p. 49) konstatierte eine Verlangsamung des Längenwachstums der Stengel durch Licht und Fitting (8, p. 102) zeigte in seiner Arbeit über Lichtperzeption und phototropische Empfindlichkeit, »daß bei ganz oder partiell belichteten Keimlingen von *Panicum miliaceum* die Größe der Wachstumshemmung in enger Weise von der Lichtintensität abhängig ist«. »Auch das Hypokotyl ist lichtempfindlich (8, p. 109), indem es auf Lichtreiz mit Wachstumshemmung reagiert.« Es ist also nach Fitting wohl zu unterscheiden zwischen Lichtempfindlichkeit und phototropischer Sensibilität, »denn phototropische Empfindlichkeit zeige nicht schlechthin an, welche Organteile das Licht perzipieren«. Bemerkenswert ist jedoch die verhältnismäßig geringe Lichtmenge von **140.000 M. K. S.**, welche, auf eine 2 *mm* breite Zone wirkend, schon deutliche Wachstumshemmung verursacht. Nur in drei Fällen konnten deutliche phototropische Krümmungen erzielt werden, dann zeigte aber auch das Hypokotyl stets lebhaftes Wachstum. Es fehlt demnach dem Hypokotyl sicherlich nicht die phototropische Sensibilität, doch kann diese in der Mehrzahl der Fälle infolge der starken Lichtempfindlichkeit nicht zum Ausdruck kommen.

Es wurden dann auch noch einige Versuche angestellt, in welchen eine 2 *mm* lange Zone der Hypokotylbasis bis zu 24 Stunden belichtet wurde, doch traten in diesen Fällen nie phototropische Krümmungen ein, weil infolge des Fehlens des Hypokotylwachstums an dieser Stelle eine etwaige Sensibilität nicht zum Ausdruck kommen kann.

B. Versuche über die Verteilung der phototropischen Sensibilität in Keimlingen von *Panicum miliaceum.*

I. Versuche über die phototropische Sensibilität einer 2 *mm* langen Spitzenregion.

Tabelle V.

Lichtstärke: 4·5 N. K.

Zahl der V. K.	Länge der V. K. in *cm*	Temperatur in ° C.	Expositionsdauer	Erstes Auftreten einer Kr. nach Stunden	Beobachtungszeit in Stunden	Reaktion	Gesamtergebnis in Prozenten		
							k. Kr.	? Kr.	d. Kr.
2	2·3	20	1 s	—	4	2 k. Kr.	100	—	—
3	1·8	21	10 s	—	4	3 k. Kr.	100	—	—
2	2·5	20	20 s	—	4	2 k. Kr.	100	—	—
2	1·3	20	30 s	2—3	5	2 k. Kr.	80	10	10
2	1·6	21	40 s	2—3	5	1 ? Kr. 1 k. Kr.	50	20	30
2	1·8	20	50 s	2—3	4	2 d. Kr.	20	20	60
2	1·3	21	60 s	2—3	4	2 d. Kr.	15	15	70
3	**1·8**	**21**	**90 s**	**2—3**	**5**	**3** d. Kr.	**10**	**10**	**80** [1]
2	2·1	21	120 s	2—3	4	2 d. Kr.	15	10	75
2	1·8	20	5 m	2—3	4	2 d. Kr.	10	15	75

[1] Vgl. Taf. I, Fig. 3.

Diskussion. Die Präsentationszeit für die Spitzenregion von *Panicum miliaceum* beträgt also 90 Sekunden, es löst demnach eine Lichtmenge von **405 M. K. S.** eine gerade deutliche phototropische Krümmung des reaktionsfähigen Hypokotyls aus. Die Krümmung findet durchwegs im Hypokotyl statt, wie schon Rothert (22, p. 70) angibt. Ich beobachtete nur in sieben Fällen eine deutliche Krümmung der Koleoptile selbst, wobei aber die Keimlinge sehr kurz waren. Versuche über die phototropische Sensibilität der weiteren Zonen der Koleoptile wurden mit Rücksicht auf die äußerst geringe Länge derselben nur in geringer Anzahl angestellt, doch konnte ich nie eine Reizperzeption wahrnehmen. Hingewiesen soll ferner noch werden auf die auffallende Verschiedenheit der Reaktionszeit, die in vielen Fällen bis zu 1 Stunde betrug. Die gleiche Beobachtung machte Rothert (22, p. 70), doch muß betont werden, daß wenigstens bei meinen Versuchen nicht etwa ungleiche Stimmung der Keimlinge die Ursache dieser Erscheinung war, da sie stets bei gleicher Stimmung ohne irgendwelche Vorbelichtung einer Reizung ausgesetzt wurden.

II. Versuche über die phototropische Sensibilität einer 2 *mm* langen Zone der Wachstumsregion des Hypokotyls.

Tabelle VI.

Lichtstärke: 4·5 und 19·5 N. K.

Zahl der V. K.	Länge der V. K. in *cm*	Temperatur in ° C.	Expositionsdauer	Lichtstärke in N. K.	Erstes Auftreten einer Kr. nach Stunden	Beobachtungszeit in Stunden	Reaktion
2	2·3 (18)	22	30^m	4·5	—	7	k. Kr.
2	1·7 (13)	23	1^h	4·5	—	7	k. Kr.
2	1·6 (10)	22—20	3^h	4·5	—	8	k. Kr.

Zahl der V. K.	Länge der V. K. in *cm*	Temperatur in ° C.	Expositionsdauer	Lichtstärke in N. K.	Erstes Auftreten einer Kr. nach Stunden	Beobachtungszeit in Stunden	Reaktion
2	1·6, 1·7 {12}	22—20	5h	4·5	—	8	k. Kr.
1	1·3 (7)	23—19	7h	4·5	—	16	k. Kr.
2	1·5, 1·7 {12}	23—18	14h	4·5	—	14	k. Kr.
2	2, 2·1 {17}	20—17	6h	19·5	—	18	k. Kr.
3	1·8, 1·8, 2 {14}	21—18	8h	19·5	—	18	k. Kr.
2	2·5 (20)	21—16	10h	19·5	—	23	k. Kr.
2	**2 (16)**	**23—16**	**24h**	**19·5**	—	**36**	k. Kr.

Diskussion. Diese Ergebnisse bestätigen die von Rothert (22, p. 71) und Fitting (8, p. 109) gefundenen Tatsachen, daß das Hypokotyl von *Panicum miliaceum* der phototropischen Sensibilität vollständig entbehrt, denn nicht einmal eine Lichtmenge von **1,645.800 M. K. S.** war imstande, eine phototropische Sensibilität zum Ausdruck zu bringen.

C. Versuche über die Verteilung der phototropischen Sensibilität in Keimlingen von *Phalaris canariensis.*

Rothert's (22, p. 25) Angaben über den Bau der Koleoptile kann ich auch hier wieder nur bestätigen. Bei meiner Kulturmethode kam das Hypokotyl, welches Rothert weder

für heliotropisch noch geotropisch hält, außerordentlich stark zur Entwicklung, so daß in vielen Fällen Hypokotyl und Koleoptile die gleiche Länge erreichten. Das Wachstum des Hypokotyls erfolgt wie bei *Avena sativa* in einer 2 bis 4 *mm* langen Zone knapp unter der Koleoptilbasis.

I. Versuche über die phototropische Sensibilität einer 2 *mm* langen Spitzenregion.

Tabelle VII.

Lichtstärke: 4·5 N. K., Beobachtungszeit: 5 Stunden.

Zahl der V. K.	Länge der V. K. in *cm*	Temperatur in ° C.	Expositionsdauer in Sekunden	Erstes Auftreten einer Kr. nach Stunden	Reaktion	Gesamtergebnis in Prozenten		
						k. Kr.	? Kr.	d. Kr.
2	1·6	23	1	—	2 k. Kr.	100	—	—
2	1·1	20	5	—	2 k. Kr.	80	20	—
3	1	20	10	2	1 d. Kr. 2 k. Kr.	50	20	30
2	1	23—21	15	2	2 d. Kr.	30	20	50
2	**1·4**	**22**	**20**	**2**	**1** d. Kr. **1** ? Kr.	**10**	**10**	**80**[1]
3	1·5	22	30	2	3 d. Kr.	15	5	80
2	1	21	40	2	2 d. Kr.	10	10	80

[1] Vgl. Taf. I, Fig. 4 und 11.

Diskussion. Aus dieser Zusammenstellung ergibt sich, daß zur phototropischen Reizung einer 2 *mm* langen Spitzenregion von *Phalaris canariensis* eine Präsentationszeit von 20 Sekunden notwendig ist. Die betreffende Lichtmenge beträgt demnach 90 M. K. S.

II. Versuche über die phototropische Sensibilität einer 2 *mm* langen Zone der wachsenden Region.

Tabelle VIII.

Lichtstärke: 19·5 N. K., Beobachtungszeit: 7 Stunden.
E. v. S.: zirka 4 bis 6 *mm*.

Zahl der V. K.	Länge der V. K. in *cm*	Temperatur in ° C.	Expositionsdauer	Erstes Auftreten einer Kr. nach Stunden	Reaktion	Gesamtergebnis in Prozenten		
						k. Kr.	? Kr.	d. Kr.
2	1·7	21—24	5^s	—	2 k. Kr.	100	—	—
1	1·5	23	20^s	—	1 k. Kr.	100	—	—
2	1·9	22	60^s	—	2 k. Kr.	100	—	—
2	2	21—24	5^m	—	2 k. Kr.	100	—	—
2	0·7	22	15^m	—	2 k. Kr.	100	—	—
3	1	21—23	30^m	4	3 k. Kr.	80	20	—
2	1·7	23	45^m	$3^h\ 50^m$	2 ? Kr.	60	30	10

Zahl der V. K.	Länge der V. K. in *cm*	Temperatur in ° C.	Expositionsdauer	Erstes Auftreten einer Kr. nach Stunden	Reaktion	Gesamtergebnis in Prozenten		
						k. Kr.	? Kr.	d. Kr.
2	1·3	21	60^{m}	3^{h} 45^{m}	1 d. Kr. 1 ? Kr.	50	30	20
2	1	22	1$^{1}/_{4}$^{h}	3^{h} 50^{m}	2 d. Kr.	20	30	50
2	**1·4**	**23**	**1$^{1}/_{2}$^{h}**	**3^{h} 50^{m}**	**2** d. Kr.	**20**	**10**	**70**[1]
3	1·2	23	2^{h}	3^{h} 50^{m}	3 d. Kr.	20	10	70

Diskussion. Diese Versuche, in entsprechender Anzahl wiederholt, beweisen, daß die Lichtmenge, welche notwendig ist, um eine eben merkbare Reaktion der wachsenden Region hervorzurufen, zirka **105.300 M. K. S.** beträgt. Es zeigt sich hier das gleiche Verhältnis zwischen Präsentationszeit und Reaktionszeit wie bei *Avena sativa.* Bemerkenswert ist die Tatsache, daß die Versuchskeimlinge äußerst selten die starke Nutation der unbelichteten Keimlinge zeigten, indem sie nach der Belichtung schon von 30 Sekunden im dunklen, feuchten Raum schön gerade weiterwuchsen, während die nicht belichteten Keimlinge stark nutierten. Diese Erscheinung ist wohl auf den Lichtreiz zurückzuführen, indem schon nach kurzer Einwirkung das Licht die Stärke der Nutation beeinflußt. Eine ähnliche Beobachtung machte Richter (20, p. 491), der den Nachweis erbrachte, daß bei Wicken die gelben Strahlen die Nutation auflösen, während die violetten Strahlen dieselbe fördern.

[1] Vgl. Taf. I, Fig. 12.

III. Versuche über die phototropische Sensibilität einer 2 *mm* langen Zone der Koleoptilbasis.

Tabelle IX.

Lichtstärke: 19·5 N. K., Beobachtungszeit: 8 Stunden.

Zahl der V. K.	Länge der V. K. in *cm*	Temperatur in ° C.	Expositionsdauer	Erstes Auftreten einer Kr. nach Stunden	Reaktion	Gesamtergebnis in Prozenten		
						k. Kr.	? Kr.	d. Kr.
2	1·3	22	20^s	—	2 k. Kr.	100	—	—
3	1·5 1·4 1·5	22	60^s	—	3 k. Kr.	100	—	—
2	1·6	23	5^m	—	2 k. Kr.	100	—	—
2	1·7	21	15^m	—	2 k. Kr.	100	—	—
3	1·2 1·3 1·3	23	30^m	—	1 ? Kr. 2 k. Kr.	80	20	—
3	0·9	23	1^h	4^h	2 ? Kr. 1 k. Kr.	30	40	30
4	**0·8**	**23**	$1^1/_2{}^h$	$3^h\ 45^m$	**3** d. Kr. **1** k. Kr.	**20**	**20**	**60**[1]
2	1·1	22	2^h	4^h	2 d. Kr.	20	20	60

Diskussion. Auch die Basisregion von *Phalaris* ist wenig phototropisch empfindlich, indem zur deutlichen Reaktion eine Lichtmenge von **105.300 M. K. S.** notwendig erscheint. Infolge dieser geringen Sensibilität ist die Reaktion meist schwach und nicht sehr gleichmäßig. Der Vergleich der Tabellen VIII und IX zeigt, daß die phototropische Sensibilität mit Ausnahme der Spitzenregion in einer Zone der Koleoptilbasis und einer Zone der wachsenden Region gleichmäßig verteilt ist.

[1] Vgl. Taf. 1, Fig. 14.

IV. Versuche über die phototropische Sensibilität einer 2 *mm* langen Zone der wachsenden Region des Hypokotyls.

Tabelle X.

Lichtstärke: 19·5 N. K.

Zahl der V. K.	Länge der V. K. in *cm*	Wachstums-zunahme des Hy. in *mm*	Temperatur in ° C.	Ex-positions-dauer	Erstes Auftreten einer Kr. nach Stunden	Beob-achtungs-zeit in Stunden	Reaktion	Gesamtergebnis in Prozenten		
								k. Kr.	? Kr.	d. Kr.
2	0·9 (4)	+2	23	15^m	—	5	k. Kr.	100	—	—
3	1·4 1·4 {9} 1·5	+1·5	22	60^m	—	5	k. Kr.	100	—	—
2	1·4 1·3 {9}	+1	22—21	3^h	—	8	k. Kr.	100	—	—
2	2·1 (10)	+3 +2	22	5^h	3	6	1 d. Kr. 1 ? Kr.	80	15	5
2	2·3 2·6 {13}	+1	20—19	$5^1/_4{}^h$	—	8	k. Kr.	100	—	—
2	1·3 (3)	+3	23	$5^1/_2{}^h$	4	6	2 d. Kr.	70	20	10
2	1·5 (9)	+1·5	22	6^h	—	7	k. Kr.	100	—	—
2	**1·3 (5)**	**+5 +4**	**21—19**	7^h	**5**	**8**	**2 d. Kr.**	**60**	**20**	**20**
3	1·2 1·1 {4}	+1·5	21—18	8^h	—	16	k. Kr.	100	—	—
2	1·7 (6)	+2	21—17	14^h	—	24	k. Kr.	100	—	—

Diskussion. Diese Versuche, die jedoch infolge der langen Dauer nur in geringer Anzahl angestellt wurden, lassen vermuten, daß das Hypokotyl phototropisch sensibel ist, die Sensibilität aber infolge der großen Lichtempfindlichkeit in den meisten Fällen nicht zum Ausdruck kommen kann. Wahrscheinlich ist eine Lichtmenge von 351.000 M. K. S. notwendig, um bei sehr lebhaftem Wachstum deutliche Krümmungen des Hypokotyls zu veranlassen.

D. Versuche über die Verteilung der phototropischen Sensibilität in Keimlingen von *Lolium perenne.*

Der anatomische Bau ähnelt sehr dem von *Avena sativa.* Die sehr zarten Keimlinge sind schwach bilateral, doch verhalten sie sich in physiologischer Hinsicht wie radiär gebaute Organe. Das Hypokotyl entwickelt sich ziemlich stark, so daß die Koleoptile in den meisten Fällen kürzer ist als das Hypokotyl. Das Wachstum der Koleoptile ist mit Ausnahme einer 2 bis 3 *mm* langen Spitzenregion, die kein merkliches Wachstum aufweist, fast gleichmäßig bis zur Koleoptilbasis verteilt und ziemlich lebhaft. Das Wachstum des Hypokotyls beschränkt sich auf eine 3 bis 4 *mm* lange Zone knapp unter der Koleoptilbasis, während die Hypokotylbasis unmerklich wächst. Das erste Laubblatt durchbricht auch bei unbelichteten Keimlingen schon bei einer Länge von 2·5 bis 3 *cm* die Koleoptile und diese stellt dann rasch ihr Wachstum ein. Deshalb ist es notwendig, mit verhältnismäßig kurzen Keimlingen zu arbeiten.

I. Versuche über die phototropische Sensibilität einer 2 *mm* langen Spitzenregion.

Tabelle XI.

Lichtstärke: 4·5 N. K., Beobachtungszeit: 4 Stunden.

Zahl der V. K.	Länge der V. K. in *cm*	Temperatur in ° C.	Expositionsdauer in Sekunden	Erstes Auftreten einer Kr. nach Stunden	Reaktion	Gesamtergebnis in Prozenten		
						k. Kr.	? Kr.	d. Kr.
2	1·4	24	5	—	2 k. Kr.	100	—	—
2	2·1	24	10	—	2 k. Kr.	100	—	—
2	1·4	24	15	—	2 k. Kr.	90	10	—
3	1·5	23	30	2	1 d. Kr. 2 k. Kr.	60	30	10
2	1·7	23	40	2	1 d. Kr. 1 ? Kr.	30	30	40
2	**1·3**	**23**	**50**	**2**	**2** d. Kr.	**20**	**10**	**70**
2	1·7	23	60	2	2 d. Kr.	20	10	70

Diskussion. Die Lichtmenge, die zur Erreichung der positiven Reizschwelle einer 2 *mm* langen Spitzenregion von *Lolium perenne* notwendig ist, beträgt also **225 M. K. S.**, die Präsentationszeit bei einer Temperatur von 23 bis 24 ° 50 Sekunden.

II. Versuche über die phototropische Sensibilität einer 2 *mm* langen Zone der wachsenden Region (inklusive Basis).

Tabelle XII.

Lichtstärke: 19·5 N. K., E. v. S.: zirka 4 bis 6 *mm*.

Zahl der V. K.	Länge der V. K. in *cm*	Wachstumszunahme der Koleoptile der V. K. in *mm*	Wachstumszunahme der Koleoptile der K. K. in *mm*	Temperatur in ° C.	Expositionsdauer	Beobachtungszeit in Stunden	Reaktion in Prozenten		
							k. Kr.	? Kr.	d. Kr.
2	1·1	+3	+3	24	30^s	6	100	—	—
2	1·3	+2	+3	24	15^m	7	100	—	—
2	1·8 1·9	+2	+1·5	22	60^m	5	100	—	—
2	0·9	+1	+3	23	2^h	6	100	—	—
2	1	+2·5	+2	22	3^h	7	100	—	—
2	1·3	+4·5	+5	22—18	4^h	12	100	—	—
2	1·6 1·5	+2·5	+2	24—18	7^h	7	80	20	—
2	1·4	+5	+5	23—17	11^h	12	88	—	12
3	**0·9**	**+6**	**+7**	**21—17**	**13^h**	**24**	**100**	—	—

Diskussion. Aus diesen Versuchen bekundet sich eine äußerst geringe phototropische Sensibilität der wachsenden

Region von *Lolium perenne,* indem dieselbe fast gleich Null zu setzen ist. Die Koleoptile verhält sich bezüglich der Sensibilität wie die Koleoptile von *Panicum,* doch mit dem Unterschiede, daß sie den Reiz nicht mit Wachstumshemmung beantwortet. Ich erhielt nur in einem Falle bei 2 Keimlingen durch Belichtung mit 19·5 N. K. während 11 Stunden (772.200 M. K. S.) eine deutliche phototropische Krümmung. Die Versuche mit der gleichen Lichtquantität wurde noch mehrere Male wiederholt, doch konnte eine phototropische Krümmung nie mehr erzielt werden. In drei Fällen traten noch bei 7stündiger Belichtung fragliche Krümmungen auf. Man kann daraus mit Sicherheit auf eine außerordentlich geringe Sensibilität schließen, da trotz lebhaften Wachstums und trotz Darbietung ganz beträchtlicher Lichtquantitäten keine Krümmungen auftraten. Versuchskeimlinge, deren wachsende Region bis zu 10 Stunden belichtet worden war und trotzdem keine Krümmung zeigten, wurden dann in ihrer ganzen Länge belichtet und schon nach 2 Stunden traten deutliche Krümmungen der Spitzen ein, die sich im weiteren Verlaufe auch auf die wachsende Region und Basis fortpflanzten, ein weiterer Beweis, daß nur die Spitzensensibilität für die Reaktion von Bedeutung ist. Bei einer großen Anzahl von Keimlingen endlich, denen 2 *mm* der Spitze mit einem scharfen Rasiermesser abgeschnitten und die mit 19·5 N. K. bis zu 8 Stunden belichtet worden waren, traten nur in zwei Fällen Krümmungen nach der Lichtquelle hin ein. Doch sind diese Versuche kaum beweisend, da durch die Verwundung ganz andere Bedingungen geschaffen werden, die eine etwaige Perzeption aller Wahrscheinlichkeit nach verhindern. Versuche mit ausschließlicher Belichtung der Basis ergaben die gleichen Resultate wie bei Belichtung der Wachstumsregion. Das Längenwachstum der Versuchs- erscheint gegenüber dem der Kontrollkeimlinge kaum merklich gehemmt. Es zeigte also die Koleoptile von *Lolium* eine sehr geringe phototropische Sensibilität und Lichtempfindlichkeit. Von einer Verlängerung der Exposition wurde abgesehen, da infolge des lebhaften Wachstums die belichtete Zone sich verschiebt und das Laubblatt die Scheide frühzeitig durchbricht.

III. Versuche über die phototropische Sensibilität einer 2 *mm* langen Zone der wachsenden Region des Hypokotyls.

Tabelle XIII.

Lichtstärke: 19·5 N. K.

Zahl der V. K.	Länge der V. K. in *cm*	Wachstumszunahme des Hy. d. V. K. in *mm*	Wachstumszunahme des Hy. der K. K. in *mm*	Temperatur in ° C.	Expositionsdauer	Beobachtungszeit in Stunden	Reaktion
2	0·9 (5)	+2	+2	22—20	5^{m}	9	k. Kr.
2	1·5 (6)	+1·5	+1	22	30^{m}	6	k. Kr.
2	1·3 (7)	+1	+2	23	1^{h}	8	k. Kr.
1	1·4 (6)	+0	+2	22—18	2^{h}	7	k. Kr.
2	1 (6)	+1	+3·5	23	3^{h}	10	k. Kr.
3	1·5 (6)	+1	+4	22—20	7^{h}	11	k. Kr.
2	1 (6)	+1·5	+3	23—20	9^{h}	10	k. Kr.
2	1·4 / 1·6 (8)	+1 / +0	+3	22—19	10^{h}	10	k. Kr.
2	**1·1** (4)	**+1·5**	**+5**	**21—17**	**14^{h}**	**16**	k. Kr.

Diskussion. Daß die phototropische Sensibilität des Hypokotyls von *Lolium perenne* ebenfalls fast den Wert Null

erreicht, zeigt die voranstehende Zusammenstellung einiger Versuchsreihen. Nur in einem einzigen Falle wurde eine phototropische Krümmung des Hypokotyls konstatiert, und zwar bei einer Lichtmenge von 702.000 M. K. S. Dagegen wurde das Längenwachstum des Hypokotyls desto intensiver vom Licht beeinflußt, indem schon im Gegensatze zur Koleoptile, die mit Ausnahme der Spitze weder merklich phototropisch — noch lichtempfindlich ist, eine Lichtmenge von 210.600 M. K. S. (3 Stunden) genügte, um das Längenwachstum des Hypokotyls deutlich zu hemmen.

E. Versuche über die Verteilung der phototropischen Sensibilität in Keimlingen von *Phleum pratense.*

Bezüglich des Baues und der Wachstumsweise herrschen die gleichen Verhältnisse wie bei *Lolium perenne.* Die Keimlinge sind außerordentlich zart und werden schon durch die Markierung mit Tuschepünktchen sehr stark irritiert. Außerdem schwingen sie, wenn sie plötzlich in andere Transpirationsverhältnisse gebracht werden, infolge ungleicher Transpiration sehr deutlich, was einen merkwürdigen Anblick bietet. Die Keimlinge zeigen auch die Tendenz, schon bei geringer Länge im Hypokotyl außerordentlich stark zu nutieren, so daß es nicht möglich war, die Untersuchungen auch auf diese Region auszudehnen.

I. Versuche über die phototropische Sensibilität einer 2 *mm* langen Spitzenregion.

Tabelle XIV.

Lichtstärke: 8·2 N. K., Beobachtungszeit: 4 Stunden.

Zahl der V. K.	Länge der V. K. in *cm*	Temperatur in ° C.	Expositionsdauer in Sekunden	Erstes Auftreten einer Kr. nach Stunden	Reaktion	Gesamtergebnis in Prozenten		
						k. Kr.	? Kr.	d. Kr.
2	0·7	22	1	—	k. Kr.	100	—	—
3	0·8	23	5	—	k. Kr.	100	—	—
3	1·2	23	10	2^h	2 ? Kr. 1 k. Kr.	70	20	10
2	0·7	21	15	$1^h\,50^m$	2 ? Kr.	50	30	20
4	0·5	22	20	2^h	2 d. Kr. 1 ? Kr. 1 k. Kr.	30	20	50
2	**1·1**	**23**	**30**	**2^h**	**2** d. Kr.	**10**	**10**	**80**[1]
3	0·9	23	40	2^h	2 d. Kr. 1 k. Kr.	10	10	80

Diskussion. Zur Auslösung einer phototropischen Krümmung bei Belichtung einer 2 *mm* langen Spitzenregion von *Phleum pratense* ist also eine optimale Präsentationszeit von 30 Sekunden, demnach eine Lichtmenge von **246 M. K. S.** notwendig. Die Reaktionszeit beträgt ungefähr $1^3/_4$ bis 2 Stunden.

[1] Vgl. Taf. I, Fig. 8 (*b*).

II. Versuche über die phototropische Sensibilität einer 2 *mm* langen Zone der Wachstumsregion.

Tabelle XV.

Lichtstärke: 19·5 N. K., E. v. S.: zirka 3 bis 5 *mm*.

Zahl der V. K.	Länge der V. K. in *cm*	Wachstumszunahme der V. K. in *mm*	Wachstumszunahme der K. K. in *mm*	Temperatur in ° C.	Expositionsdauer	Erstes Auftreten einer Kr. nach Stunden	Beobachtungszeit in Stunden	Reaktion	Gesamtergebnis in Prozenten		
									k. Kr.	? Kr.	d. Kr.
2	1·1 (2)	+3 (1·5)	+2 (1·5)	22	30^{s}	—	8	2 k. Kr.	100	—	—
3	0·9 (2)	+4 (2)	+3 (3)	23	5^{m}	—	8	3 k. Kr.	100	—	—
2	1 (4)	+5 (2)	+6 (2)	22—20	15^{m}	—	12	2 k. Kr.	100	—	—
3	0·6 (1)	+3 (2)	+3·5 (2)	21	30^{m}	—	8	3 k. Kr.	90	10	—
2	1·1 (3)	+5 (2)	+7 (4)	23—18	45^{m}	4	15	2 k. Kr.	80	20	—
2	1·1 (3)	+7 (1·5)	+7 (3)	24—18	60^{m}	3^{h} 45^{m}	15	1 ? Kr. 1 k. Kr.	60	30	10
2	0·6 (1)	+5 (2)	+5 (3·5)	22—19	$1^{1}/_{4}{}^{h}$	4	12	2 ? Kr.	50	30	20
3	0·6 0·6 (2) 0·7	+3 (1)	+4 (2)	21	$1^{1}/_{2}{}^{h}$	4	8	2 d. Kr.	30	30	40
3	**0·7 (1)**	**+4·5 (1·5)**	**+5 (3)**	**20—18**	$\mathbf{1^{3}/_{4}{}^{h}}$	**4**	**8**	**3** d. Kr.	**20**	**20**	**60**[1]
2	0·8 (3)	+4 (1)	+4 (3)	23—20	2^{h}	4	8	2 d. Kr.	20	20	60

[1] Vgl. Taf. 1, Taf. 8 (*a*).

Diskussion. Diese Tabelle zeigt, daß eine Lichtmenge von **122.850 M. K. S.** eine gerade wahrnehmbare Krümmung veranlaßt. Die Präsentationszeit beträgt ungefähr $1^3/_4$ Stunden, die Reaktionszeit 2 Stunden. Die Krümmung selbst erreichte in den meisten Fällen nie den Grad der Neigung, wie er bei Belichtung der Spitze eintritt. Auch bei diesen Objekten zeigte es sich, daß die belichteten Keimpflanzen weniger deutlich nutierten als die Kontrollkeimlinge unter sonst gleichen Bedingungen. Betreffs der Lichtempfindlichkeit der Koleoptile konnte festgestellt werden, daß diese für den Lichtreiz im Verhältnisse zum lebhaften Wachstum wenig empfindlich ist, das Hypokotyl dagegen schon auf übergeleiteten Lichtreiz mit deutlicher Wachstumshemmung reagiert. Schon Fitting (8, p. 102) konstatierte eine Leitung des Lichtreizes bei *Panicum miliaceum*, aber bei bedeutend größeren Lichtmengen. H. Jacobi (13, p. 1030) konnte bei *Phaseolus*-Keimlingen feststellen, daß sehr geringe Lichtmengen das Wachstum des Hypokotyls beschleunigen, während größere Lichtmengen dasselbe verlangsamen. Auch fand sie, daß stärkere Lichtintensitäten bei kürzerer Einwirkung auf Keimlinge von *Phaseolus* und *Triticum* retardierender auf das Längenwachstum wirkten als geringe Intensitäten bei entsprechend längerer Einwirkung. Doch konnte diese Tatsache bei meiner Versuchsanstellung nicht berücksichtigt werden, da dazu die Beleuchtung größerer Zonen notwendig war. Es genügte also schon eine Lichtmenge von **105.300 M. K. S.** (19·5 N. K., $1^1/_2$ Stunden), um bei Belichtung einer 2 *mm* breiten Zone der Koleoptile infolge Lichtreiztransmission deutliche Wachstumshemmung des Hypokotyls zu veranlassen.

III. Versuche über die phototropische Sensibilität einer 2 *mm* langen Zone der Koleoptilbasis.

Tabelle XVI.

Lichtstärke: 19·5 N. K.

Zahl der V. K.	Länge der V. K. in *cm*	Wachstumszunahme des Hy. der V. K. in *mm*	Wachstumszunahme des Hy. der K. K. in *mm*	Temperatur in ° C.	Expositionsdauer	Erstes Auftreten einer Kr. nach Stunden	Beobachtungszeit in Stunden	Reaktion	Gesamtergebnis in Prozenten		
									k. Kr.	? Kr.	d. Kr.
2	0·9 (3)	+2	+2	23	30^s	—	8	2 k. Kr.	100	—	—
3	1 (4)	+1·5	+2	22	5^m	—	8	3 k. Kr.	100	—	—
2	0·7 (3)	+3	+2·5	23—18	15^m	—	12	2 k. Kr.	100	—	—
2	0·6 (2)	+1	+2	22—20	30^m	—	8	2 k. Kr.	100	—	—
2	1·2 (5)	+2·5	+3	23—18	45^h	4	12	1 ? Kr. 1 k. Kr.	80	20	—
2	0·8 (3)	+1	+2	21	60^h	4	7	1 ? Kr. 1 k. Kr.	70	20	10
2	0·8 (2)	+1·5	+2	23	$1^1/_2{}^h$	4	7	2 d. Kr.	30	30	40
2	**1·3 (2)**	**+1**	**+3**	**22—20**	**$1^3/_4{}^h$**	**4**	**7**	**2 d. Kr.**	**20**	**20**	**60**
3	1 (4)	+2	+2·5	23—20	2^h	4	8	3 d. Kr.	20	20	60
3	0·7 (2)	+3	+5	23—17	4^h	4	20	2 d. Kr. 1 k. Kr.	20	20	60

Diskussion. Auch eine 2 *mm* lange Zone der Koleoptilbasis von *Phleum pratense* zeigt keine andere phototropische Sensibilität als eine 2 *mm* lange Zone der wachsenden Region, indem auch hier eine Lichtmenge von 122.850 M. K. S. deutliche phototropische Krümmung hervorruft. Ferner zeigt auch diese Tabelle, daß die Belichtung einer 2 *mm* breiten Zone der Koleoptilbasis mit verhältnismäßig geringer Lichtintensität infolge Reiztransmission eine Hemmung des Längenwachstums im nicht belichteten Hypokotyl verursacht.

F. Versuche über akropetale Reizleitung in Keimlingen von Gramineen.

Bezüglich der Frage nach der Leitung des phototropischen Reizes überhaupt sei kurz erwähnt, daß sich nach Rothert (22, p. 50 bis 66) Fitting (7, p. 202) mit diesem Problem beschäftigte und feststellen konnte, daß Verwundungen der Koleoptilen die Reizleitung nicht verlangsamen.

Boysen Jensen (3, p. 7), der die gleiche Frage studierte, fand oft gegenteilige Resultate, während van der Wolk (30, p. 332) Fitting's Befunde bestätigte. Die Methodik bei allen diesen Versuchen bestand im Verwunden der Koleoptilen durch Einschnitte, auf deren Einfluß ich die verschiedenen Resultate zurückführe. Da bisher die meisten Versuche über eine etwaige phototropische Reizleitung von der Koleoptilbasis zur Spitze mit einer nicht einwandfreien Methodik angestellt worden waren (Rothert 22, p. 63; van der Wolk 30, p. 337), war es erwünscht, mit der eingangs besprochenen Methodik auch die Frage einer akropetalen Reizleitung zu untersuchen. Während Rothert und van der Wolk mit dem Bedecken der Spitzenteile arbeiteten, wählte ich folgende Versuchsanstellung:

Keimlinge von *Avena sativa* und *Panicum miliaceum* wurden in einer 2 *mm* breiten, der wachsenden Region der Koleoptile, beziehungsweise bei *Panicum* der wachsenden Region des Hypokotyls angehörigen Zone mit Lichtquantitäten von 35.100 M. K. S. bis 280.000 M. K. S. gereizt. Die Entfernung von der Lichtquelle (19·5 N. K.) betrug stets 100 *cm*. Nachdem nun auf diese Weise die Koleoptile, beziehungsweise

das Hypokotyl vorbelichtet worden war, wurden die Keimlinge um 180° gedreht und der 2 *mm* breiten Spitzenregion Lichtmengen von 97·5 bis 390 M. K. S. dargeboten. Gleichzeitig mit der Belichtung der Spitzen der Versuchskeimlinge wurden zwei bis drei Keimlinge, die auf der Gegenseite nicht vorbelichtet waren, in einer 2 *mm* breiten Spitzenregion gleichwie die Versuchskeimlinge mit den gleichen Lichtmengen gereizt. Das Ergebnis aller dieser Versuche war, daß in der Reaktion der Versuchs- und Kontrollkeimlinge kein merkbarer Unterschied konstatiert werden konnte, indem die Spitzenkrümmung der nicht vorbelichteten und vorbelichteten Keimlinge fast gleichzeitig eintrat und in der Stärke keinen wesentlichen Unterschied zeigte.

Aus einer größeren Anzahl von Versuchen will ich ein Beispiel anführen:

Entfernung von der Lichtquelle: 100 *cm*, Lichtstärke: 19·5 N. K., belichtete Zone der wachsenden Region: 2 *mm* auf der Vorderseite, belichtete Zone der Spitze: 2 *mm* auf der Rückseite der Koleoptile.

Zwei Keimlinge von *Avena sativa*, 1 *cm* lang, wurden auf der Vorderseite 3 Stunden (210.600 M. K. S.) belichtet und es zeigte sich schon Krümmung der wachsenden Region. Die Lichtquelle wurde nun ausgeschaltet, die Keimlinge um 180° gedreht und gleichzeitig mit zwei gleich langen nicht belichteten Kontrollkeimlingen in einer 2 *mm* langen Spitzenzone auf der Rückseite 5 Sekunden (97·5 M. K. S.) belichtet. Die Keimlinge wurden nun ins Dunkle gegeben und nach $1^1/_2$ Stunden zeigte sich bei beiden Keimlingsarten deutliche Spitzenkrümmung. Die ursprüngliche Krümmung der wachsenden Region auf der Vorderseite der Versuchskeimlinge war nur mehr sehr schwach und nach einer weiteren Stunde durch den Einfluß der auf der Gegenseite gereizten Spitze schon in eine Krümmung auf der Rückseite übergegangen. Zwischen der Spitzenreaktion der Versuchs- und Kontrollkeimlinge konnte ich keinen Unterschied konstatieren. In einigen Versuchen wurde dann nach Belichtung der Spitze die Belichtung der wachsenden Region auf der Vorderseite fortgesetzt, doch ließ die Spitzenreaktion keinen von unten nach oben geleiteten Einfluß

erkennen. Ähnliche Versuche mit dem gleichen Resultat wurden mit *Panicum* angestellt.

Diskussion: Nach Abschluß der Versuche erschien eine Arbeit von Guttenberg (12), dessen Befunde das Gegenteil von den meinen aussagen. Er ließ wohl das Licht in analoger Weise einfallen wie ich, verwendete aber, abgesehen von der alten »Käppchenmethode«, die zu Irrtümern Anlaß geben kann, auch noch andere Lichtmengen für Spitze und Basis des Keimlings. Auch war die vorbelichtete Zone der Koleoptilbasis bedeutend länger als bei meiner Versuchsanstellung. Er bot also einem Keimling, der mit Ausnahme einer 5 *mm* langen Spitzenregion, die verdunkelt wurde, mit 40.000 M. K. S. vorbelichtet worden war, nun von der entgegengesetzten Seite ohne Verdunklung der Spitze einer Lichtmenge von 22·2 bis 33·3 M. K. S. Er beobachtete nun, daß bei in der Basis vorbelichteten Keimlingen die Spitze, wenn sie nun von der entgegengesetzten Seite mit einer Lichtmenge von 22·2 bis 33·3 M. K. S. belichtet wurde, gar nicht oder geringer reagierte als bei nicht vorbelichteten Keimlingen. Er schließt daraus mit Recht auf eine akropetale Reizleitung. Was der Grund dieser Verschiedenheit der Resultate ist, vermag ich nicht zu sagen; wahrscheinlich war die Lichtmenge, welche ich der Spitze bot, zu gering oder die vorbelichtete Zone der wachsenden Region zu schmal. Zu dem gleichen Resultat wie ich waren schon früher Rothert (22, p. 63) und van der Wolk (30, p. 337) gelangt, freilich auf Grund einer nicht einwandfreien Methodik.

II. Teil.

Über die Sensibilität von Gramineenkeimlingen gegen Kontaktreize.

Schon Pfeffer (16, p. 484 ff.) beschäftigte sich eingehend mit dem Studium der Kontaktreize bei Ranken und konnte feststellen, daß nur dann Perzeption und Reaktion stattfindet, wenn nicht ein statischer Druck, sondern ungleiche Kompressionen an nahe benachbarten Stellen erzielt werden (p. 499). Anschließend an diese Untersuchungen wies Fitting (6, p. 545) nach, daß es auch Ranken mit reizbarer Ober- und Unterseite

gibt, von denen jedoch nur die Unterseite reaktionsfähig ist. Bei Reizung beider Seiten zugleich tritt eine Krümmung der reaktionsfähigen Unterseite nicht ein, indem die gereizte Oberseite eine Reaktion der gereizten Unterseite verhindert. Über die Sensibilität von *Avena sativa*-Keimlingen gegen Kontaktreize berichtete, wie schon erwähnt, van der Wolk (30, p. 328), der fand, daß durch zehnmaliges Reiben mit Holz deutliche Kontaktkrümmungen auftreten.

Es war nun erwünscht, näheres über diese Kontaktreizbarkeit zu erfahren, weshalb eine Reihe von Versuchen mit verschiedenen Sorten von Gramineenkeimlingen angestellt wurden. Dabei zeigte sich bei allen im allgemeinen das gleiche Verhalten. Nach orientierenden Versuchen mit Reibung durch glatte Glaskapillaren und den Zeigefinger wurden alle entscheidenden Versuche mit einem dünnen, glatten Holzstab vorgenommen, der jedoch eine noch genügend rauhe Oberfläche besaß, um nach wenig Reibungen deutliche Krümmungen hervorzurufen. Die Temperatur betrug bei der Mehrzahl der Versuche 22 bis 24° C. Alle Reibungsversuche wurden im roten Licht der Lithionkarminlampe vorgenommen, um phototropische Beeinflussungen zu vermeiden.

I. Versuche über die Sensibilität der Spitzenregion gegen Kontaktreize.

Die Spitze von Keimlingen von *Avena sativa, Phalaris canariensis, Panicum miliaceum, Lolium perenne* und *Phleum pratense* wurde in einer Länge von 3 bis 4 *mm* 1 bis 50 mal mit dem erwähnten Holzstab gerieben, und zwar so, daß die Nutationsrichtung senkrecht auf die Reibungsrichtung stand. Die Reibung erfolgte derart, daß der Holzstab oben angesetzt wurde und an der zu reibenden Zone mit mäßigem Druck entlang geführt wurde. Bei allen diesen Versuchen nun trat nie eine Krümmung der Spitze ein, wohl infolge der Unempfindlichkeit dieses Teiles gegen derartige Reize. Betreffs einer Leitung des Reizes in tiefer gelegenen Zonen muß bemerkt werden, daß eine solche in der Mehrzahl der Fälle nicht beobachtet wurde; bei drei Keimlingen von *Avena sativa* bemerkte ich eine

schwache Krümmung, 5 bis 6 *mm* unter der Spitze, doch führe ich diese Erscheinung darauf zurück, daß vielleicht diese Zone bei der Reibung berührt wurde und infolge des stärkeren Wachstums schwache Krümmungen zeigte. Es scheint also die Spitzenregion gegen Kontaktreize nicht sensibel zu sein, obwohl man eigentlich aus dem Ausbleiben einer Reaktion nicht auf die Unfähigkeit der Perzeption schließen darf.

II. Versuche über Kontaktreizbarkeit einer 3 bis 4 *mm* langen Zone der wachsenden Region der Koleoptile.

Bei diesen Versuchen wurde eine zirka 3 bis 4 *mm* lange Zone der wachsenden Region der Koleoptile 1 bis 30mal mit dem Holzstab gerieben. Gegen diese Art von Reizung erwiesen sich alle oben erwähnten Keimlinge mit Ausnahme von *Panicum miliaceum* außerordentlich empfindlich, indem bei allen Keimlingen schon nach zehnmaliger Reibung deutliche Kontaktkrümmungen auftraten. Die Krümmung zeigte sich nach 30 bis 45 Minuten (s. Fig. 6, Taf. I) und ging, indem sie sich nicht merklich nach unten oder oben fortpflanzte, nach $1^1/_2$ Stunden wieder zurück. In vier Fällen beobachtete ich bei *Avena sativa*, wie die ursprüngliche Kontaktkrümmung in eine Krümmung nach der entgegengesetzten Seite überging, um nach $2^1/_2$ Stunden wieder zu verschwinden. Natürlich traten öfters Schwankungen in dem Eintritt und der Stärke der Reaktion ein, was ich darauf zurückführe, daß manchesmal der Druck bei der Reibung, ohne daß ich mir dessen bewußt wurde, stärker oder schwächer war. Man könnte einwenden, daß durch die Reibung Verletzungen und mithin traumatotrope Krümmungen entstehen könnten, doch muß demgegenüber bemerkt werden, daß in vielen Fällen von den geriebenen Keimlingen die Epidermis abgezogen und unter dem Mikroskop betrachtet wurde. Sie wies aber keine erkennbare Verletzung auf. Die Koleoptile von *Panicum miliaceum* ist gegen Kontaktreize gar nicht empfindlich, was sich aus deren äußerst geringem Wachstum erklären läßt.

Die Koleoptilbasis der untersuchten Gramineen ist gegen Kontaktreize bedeutend weniger sensibel als die wachsende Region, indem hier trotz deutlichen Wachstums schon 20- bis

30 maliges Reiben in einer 3 *mm* breiten Basiszone notwendig ist, um deutliche Krümmungen zu veranlassen (vgl. Taf. I, Fig. 9 *b* und *c*).

III. Versuche über die Kontaktreizbarkeit des Hypokotyls.

Es wurde eine 3 bis 4 *mm* lange Zone der wachsenden Region des Hypokotyls von *Avena sativa*, *Phalaris canariensis*,[1] *Lolium perenne* und *Phleum pratense* 1 bis 30 mal mit dem Holzstabe gerieben und erst nach 20 bis 30 maligem Reiben trat wohl eine Krümmung auf, die aber in der Mehrzahl der Fälle bedeutend hinter der in II. beschriebenen der wachsenden Region zurückblieb. Anders verhielt sich das Hypokotyl von *Panicum miliaceum*. Dabei genügte schon eine fünfmalige Reibung einer 4 *mm* langen Zone der wachsenden Region, um nach 30 bis 45 Minuten deutliche Kontaktkrümmungen hervorzurufen (s. Fig. 5, Taf. I).

IV. Versuche über das Verhalten von Keimlingen bei Kontaktreizung antagonistischer Seiten.

Nun wurde eine Reihe von Versuchen angestellt, in denen Keimlinge von *Avena sativa* und *Panicum miliaceum* auf den gleichen oder verschiedenen Zonen antagonistischer Seiten 5 bis 30 mal gerieben wurden. Dabei traten in gewisser Hinsicht ähnliche Verhältnisse wie bei den Ranken zutage. Wurden nämlich die Keimlinge gleich oft an entgegengesetzten Stellen derselben Lage und Ausdehnung gerieben, so zeigte sich, wie ja zu erwarten war, keine Reaktion, da die beiden Reize sich aufhoben. Wurde die Spitzenregion auf der einen Seite bis zu 50 mal gerieben und die wachsende Region der Koleoptile von *Avena sativa* auf der Gegenseite nur 10 mal, so trat doch stets deutliche Krümmung der wachsenden Region ein, die keinen Unterschied von der Krümmung zeigte, die bei Kontrollkeimlingen durch alleiniges Reiben der wachsenden Region ausgelöst wurde. Daraus kann man schließen, daß bei Reibungsversuchen ein Einfluß der gereizten Spitze auf die in

[1] Vgl. Tafel I, Fig. 9 (*a*).

der entgegengesetzten Seite gereizte wachsende Region der Koleoptile nicht vorhanden ist. Das gleiche Verhalten zeigten Keimlinge von *Panicum miliaceum*. Wurde nämlich die ganze Koleoptile 1 bis 50 mal mit dem Holzstab gerieben und dann auf der entgegengesetzten Seite eine 4 *mm* lange Zone des Hypokotyls nur 5 mal, so traten doch nach 30 bis 45 Minuten deutliche Krümmungen des Hypokotyls ein.

Zum Schluß erlaube ich mir, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Hans Molisch, für das freundliche Interesse, das er meinen Versuchen entgegenbrachte, sowie für die stete Förderung der Arbeit meinen innig gefühlten Dank auszudrücken.

Ich fühle mich ferner Herrn Professor Dr. Oswald Richter für manche Anregung wie für seine liebevolle Unterstützung der Arbeit zu besonderem Danke verpflichtet.

Zusammenfassung.

In der vorliegenden Arbeit wurde die Verteilung der phototropischen Sensibilität in Gramineenkeimlingen mit einer neuen Methode studiert und die Sensibilität der einzelnen Zonen zahlenmäßig zum Ausdruck gebracht. Weiters wurden Versuche angestellt über die Frage einer akropetalen Reizleitung und über die Sensibilität von Gramineenkeimlingen gegen Kontaktreize.

1. Eine zirka 2 *mm* lange Spitzenregion ist in erster Linie bei den untersuchten Keimlingen das Perzeptionsorgan des phototropischen Reizes. Zur Erreichung der positiven Reizschwelle sind folgende Lichtmengen notwendig:

für *Avena sativa* 25 M. K. S.,
» *Phalaris canariensis* 90 M. K. S.,
» *Lolium perenne* 225 M. K. S.,
» *Phleum pratense* 246 M. K. S.,
» *Panicum miliaceum* 405 M. K. S.



2. Um bei Belichtung einer 2 *mm* langen Zone der wachsenden Region der Koleoptile einen eben merkbaren phototropischen Effekt zu erzielen, sind entsprechend der weit geringeren Sensibilität bedeutend größere Lichtmengen erforderlich, und zwar:

für *Avena sativa* 20.250 bis 24.300 M. K. S.,
» *Phalaris canariensis* 105.300 M. K. S.,
» *Phleum pratense* 122.850 M. K. S.

Die wachsende Region von *Lolium perenne* und die Koleoptile von *Panicum miliaceum* erwiesen sich als phototropisch nicht nachweisbar sensibel.

3. Die Sensibilität einer 2 *mm* langen Basisregion der Koleoptile ist nicht geringer als die einer 2 *mm* langen Zone der wachsenden Region. Es wurden folgende Werte gefunden:

für *Avena sativa* 20.250 bis 24.300 M. K. S.,
» *Phalaris canariensis* 105.300 M. K. S.,
» *Phleum pratense* 122.850 M. K. S.

Die Koleoptilbasis von *Panicum miliaceum* und *Lolium perenne* erwies sich als nicht nachweisbar sensibel.

4. Aus Punkt 2 und 3 ergibt sich in Übereinstimmung mit Rothert, daß die phototropische Sensibilität einer 2 *mm* langen Zone der wachsenden Region der Koleoptile und einer 2 *mm* langen Zone der Koleoptilbasis gleich groß ist.

5. Auch das Hypokotyl ist, allerdings wenig, phototropisch sensibel, doch kann diese geringe Sensibilität infolge des hemmenden Einflusses des Lichtreizes auf dessen Wachstum in der Mehrzahl der Fälle nicht zum Ausdruck kommen (*Avena, Phalaris, Lolium*).

6. Das Hypokotyl von *Panicum miliaceum* erwies sich ebenso wie in den Versuchen von Rothert und Fitting als nicht merkbar sensibel.

7. Das Wachstum der Koleoptile wird durch Lichtmengen bis zu 800.000 M. K. S. nicht merklich, das Wachstum des Hypokotyls schon durch Lichtmengen von 140.400 M. K. S. (*Avena*) bis zu 210.000 M. K. S. (*Lolium*) erkennbar gehemmt.

8. Eine akropetale Reizleitung ließ sich in Übereinstimmung mit Rothert und van der Wolk nicht konstatieren.

9. Kontaktreizbarkeit, wie sie van der Wolk bei *Avena sativa* beobachtete, konnte bei allen untersuchten Keimlingen nachgewiesen werden. Die empfindlichste Stelle ist die wachsende Region der Koleoptile, bedeutend weniger sensibel die Koleoptilbasis und das Hypokotyl, nicht nachweisbar sensibel die Spitze. Bei *Panicum miliaceum* ist nur das Hypokotyl für Kontaktreize perzeptions- und reaktionsfähig.

10. Ein Einfluß der durch Reibung gereizten Spitze auf die an der entgegengesetzten Seite gereizte Wachstumsregion der Koleoptile konnte nicht beobachtet werden.

Literaturverzeichnis.

1. Arisz W. H., On the connection between stimulus and effect in phototropic curvatures of seedlings of *Avena sativa*. Kon. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam, Proceedings March, p. 1022 (1911).
2. Blaauw A. H., Die Perzeption des Lichtes, p. 1, Nijmegen (1909).
3. Boysen Jensen P., La transmission de l'irritation phototropique dans l'avena. Bull. de l'acad. roy. d. scienc. et de lett. de Dannemark, p. 1, Nov. 1911.
4. Darwin, Ch. und Fr., Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Deutsch von V. Carus, p. 400, Stuttgart 1881.
5. Figdor W., Versuche über die heliotropische Empfindlichkeit der Pflanzen. Diese Sitzungsberichte, Bd. 102, p. 102, (1893).
6. Fitting H., Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 38, p. 545 (1903).
7. — Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 44, p. 177 ff. (1907).
8. — Lichtperzeption und phototropische Empfindlichkeit, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom Etiolement. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 45, p. 83 ff. (1907).

9. Fröschl P., Untersuchungen über die heliotropische Präsentationszeit. I. Mitteilung. Diese Sitzungsberichte, Bd. 117, p. 235 (1908).
10. — II. Mitteilung. Ebenda, Bd. 118, p. 1247 (1909).
11. Guttenberg, H. v., Über das Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 45, 2. Heft, p. 229 (1907).
12. — Über akropetale heliotropische Reizleitung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 52, p. 333 (1913).
13. — Jacobi H., Wirkung verschiedener Lichtintensität und Belichtungsdauer auf das Längenwachstum etiolierter Keimlinge. Diese Sitzungsberichte, Bd. 120, p. 1001 ff. (1911).
14. Molisch H., Über Heliotropismus, indirekt hervorgerufen durch Radium. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 33, p. 6 (1905).
15. Oltmanns Fr., Über photometrische Bewegungen der Pflanzen. Flora, Bd. 75, p. 183 (1892).
16. Pfeffer W., Zur Kenntnis der Kontaktreize. Unters. aus d. bot. Inst. in Tübingen, Bd. I, p. 483 (1881—1885).
17. Pringsheim E., Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. Cohn's Beitr. zur Biologie der Pflanzen, Bd. 9, p. 263 (1909).
18. — Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit. Cohn's Beitr. zur Biologie der Pflanzen, Bd. 9, p. 415 (1909).
19. Richter O., Über den Einfluß verunreinigter Luft auf Heliotropismus und Geotropismus. Diese Sitzungsberichte, Bd. 115, p. 273 (1906).
20. — Über das Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 46, p. 481 (1909).
21. — Über die Steigerung der heliotropischen Empfindlichkeit von Keimlingen durch Narkotika. Diese Sitzungsberichte, Bd. 121, Dezember 1912.
22. Rothert W., Über Heliotropismus, p. 1, Breslau (1894).
23. Rutgers A. A. L., De Invloed der Temperatuur op den Praesentatietijd by Geotropie, p. 1, Utrecht (1910).

24. Tieghem, Ph. van, Observations anatomiques sur le cotylédon des graminées. Ann. sc. nat., 5. sér., T. 15, p. 236 (1872).
25. Tröndle A., Der zeitliche Verlauf der geotropischen Reaktion und die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Koleoptile. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 52, p. 186 (1913).
26. Vouk V., Zur Kenntnis des Phototropismus der Wurzeln. Diese Sitzungsberichte, Bd. 121, p. 523 (1912).
27. Wiesner J., Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. Denkschriften d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien, math. naturw. Kl., Bd. 39 (1879), I. Teil. p. 1; Bd. 43 (1882), II. Teil, p. 1.
28. — Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, p. 1, Wien, 1881.
29. — Versuch einer Bestimmung der unteren Grenze der heliotropischen Empfindlichkeit. Öst. bot. Zeitschr., 48. Jahrg., Nr. 7, p. 235 (1893).
30. van der Wolk, P. C., Investigation of the transmission of light stimuli in the seedlings of *Avena*. Kon. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam, Proceedings of the Meeting, p. 327, Oct. 1911.

Figurenerklärung.

Die Pfeile bezeichnen die Lichtrichtung, beziehungsweise die Reibungsrichtung, die Klammern die belichtete, beziehungsweise die geriebene Zone.

Tafel I.

Fig. 1. *Avena sativa*: 2 *mm* der wachsenden Region mit 4·5 N. K. durch $1^1/_2$ Stunden belichtet, Reaktion und Aufnahme nach $3^1/_4$ Stunden, Temp. 22° C.

Fig. 2. *Avena sativa*: *a* und *c*, 2 *mm* der wachsenden Region des Hypokotyls mit 19·5 N. K. durch 5 Stunden belichtet, aufgenommen nach 9 Stunden, Temp. 23 bis 21°; *b*, 2 *mm* der Koleoptilbasis mit 4·5 N. K. $1^1/_2$ Stunden belichtet, Reaktion und Aufnahme nach $3^1/_4$ Stunden, Temp. 21° C.

Fig. 3. *Panicum miliaceum*: 2 *mm* der Spitzenregion mit 4·5 N. K. durch 90 Sekunden belichtet, Reaktion und Aufnahme nach $2^1/_2$ Stunden, Temp. 21° C.

Fig. 4. *Phalaris canariensis*: 2 *mm* der Spitzenregion mit 4·5 N. K. durch 20 Sekunden belichtet, Reaktion und Aufnahme nach 2 Stunden, Temp. 22° C.

Fig. 5. *Panicum miliaceum*: 4 *mm* der wachsenden Region des Hypokotyls fünfmal mit Holzstab gerieben, Reaktion und Aufnahme nach 50 Minuten, Temp. 24° C.

Fig. 6. *Avena sativa*: 4 *mm* der wachsenden Region der Koleoptile zehnmal mit Holzstab gerieben, Reaktion und Aufnahme nach 50 Minuten, Temp. 22° C.

Fig. 7. *Avena sativa*: 2 *mm* der Spitzenregion mit 2·5 N. K. 10 Sekunden lang belichtet, Reaktion nach $1^1/_2$ Stunden, Aufnahme nach $2^1/_2$ Stunden, Temp. 17° C.

Fig. 8. *Phleum pratense*: *a*, 2 *mm* der wachsenden Region der Koleoptile mit 19·5 N. K. $1^3/_4$ Stunden lang belichtet, Reaktion und Aufnahme nach 4 Stunden, Temp. 21°; *b*, 2 *mm* der Spitzenregion mit 8·2 N. K. 30 Sekunden lang belichtet, Reaktion und Aufnahme nach 2 Stunden, Temp. 21° C.

Fig. 9. *Phalaris canariensis*: *a*, 4 *mm* der wachsenden Region des Hypokotyls 25 mal mit dem Holzstab gerieben, Reaktion und Aufnahme nach 50 Minuten, Temp. 24° C.; *b* und *c*, 3 *mm* der Koleoptilbasis 25 mal mit dem Holzstab gerieben, Reaktion und Aufnahme nach 45 Minuten, Temp. 24° C.

Fig. 10. *Avena sativa*: 2 *mm* der Spitzenregion mit 2·5 N. K. 10 Sekunden lang belichtet, Reaktion und Aufnahme nach $1^1/_2$ Stunden, Temp. 17° C.

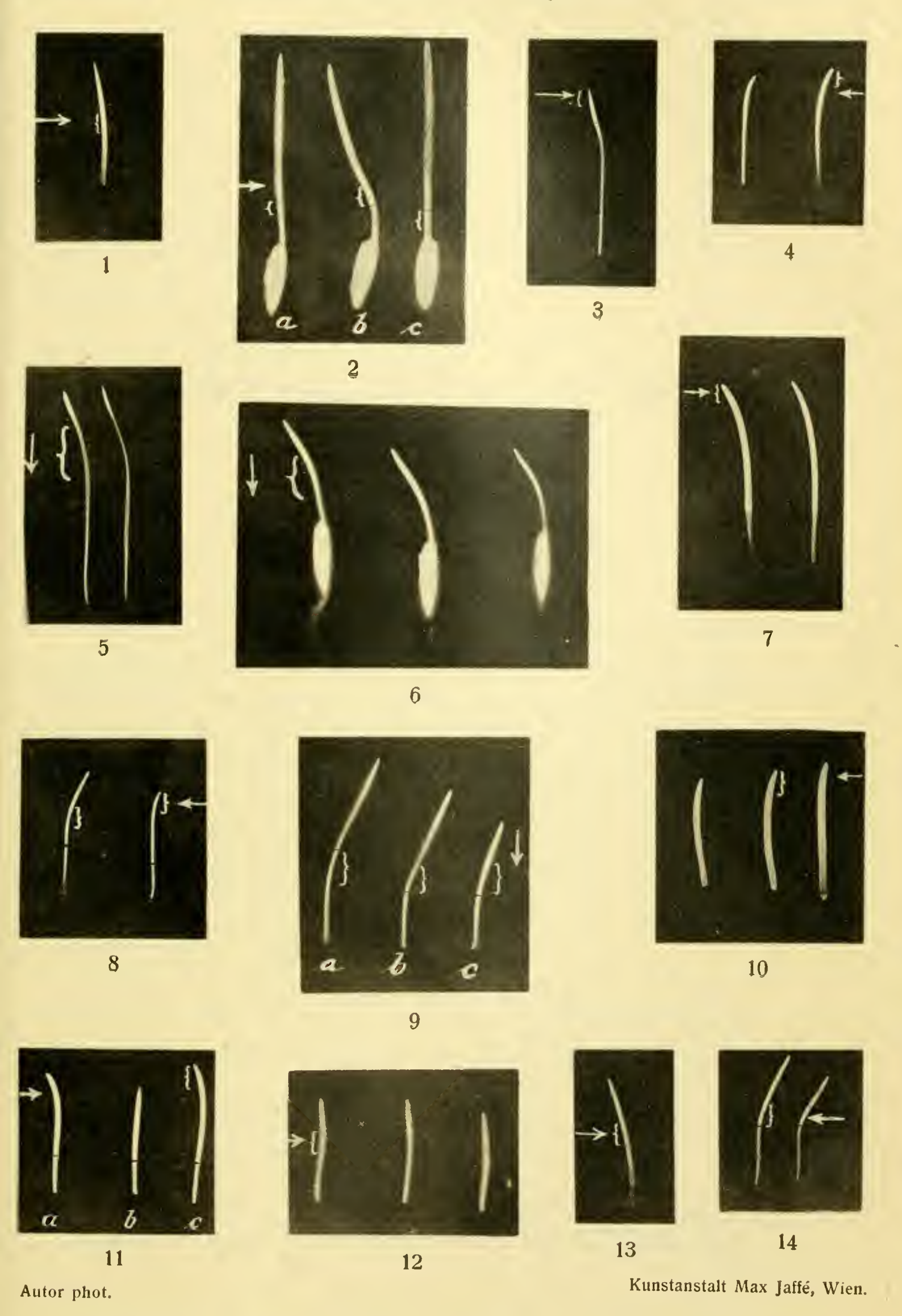
Fig. 11. *Phalaris canariensis*: *a* und *c*, 2 *mm* der Spitzenregion mit 4·5 N. K. 20 Sekunden belichtet, Reaktion nach 2 Stunden, Aufnahme nach $2^3/_4$ Stunden, Temp. 22° C.; *b* Kontrollkeimling.

Fig. 12. *Phalaris canariensis*: 2 *mm* der wachsenden Region der Koleoptile mit 19·5 N. K. $1^1/_2$ Stunden lang belichtet, Reaktion und Aufnahme nach $3^1/_2$ Stunden, Temp. 23° C.

Fig. 13. *Avena sativa*: 2 *mm* der wachsenden Region der Koleoptile mit 4·5 N. K. $1^1/_2$ Stunden lang belichtet, Reaktion und Aufnahme nach $3^1/_2$ Stunden, Temp. 21° C.

Fig. 14. *Phalaris canariensis*: 2 *mm* der Koleoptilbasis mit 19·5 N. K. $1^1/_2$ Stunden lang belichtet, Reaktion nach $3^3/_4$ Stunden, Aufnahme nach $4^1/_4$ Stunden, Temp. 21° C.

Wilschke, A.: Sensibilität in Gramineenkeimlingen.



Autor phot. Kunstanstalt Max Jaffé, Wien.